Stapfia 10	99 — 110	30.11.1982

ZUR MECHANIK DES POLLENTRANSPORTS DURCH BLÜTENBESUCHENDE INSEKTEN

Univ.-Doz. Dr. Michael Hesse, Wien

1. EINLEITUNG

Die für die Bestäubung wohl bedeutungsvollste Etappe ist die gezielte oder zufällige Aufnahme des Pollens durch blütenbesuchende Insekten. Erstaunlicherweise sind blütenökologische Untersuchungen über diesen altbekannten, nur scheinbar simplen Vorgang und insbesondere über die Technik der Pollenbefestigung am Insekt nur spärlich publiziert (Z.B. LINSLEY et al. 1973, STELLEMAN 1978, THORP 1979, HESSE 1980a). Die vorliegende Publikation versucht unsere diesbezüglichen Kenntnisse zu erweitern.

2. MATERIAL UND METHODE

Die untersuchten Pflanzen entstammen den Beständen des Botanischen Gartens der Universität Wien (WU). Antheren von *Bryonia dioica* JACQU., *Ribes sanguineum PURSH, Hamamelis mollis* OLIV., *Carex baldensis* L., *Rhododendron schlippenbachii* MAXIM., *Epilobium angustifolium* L., *Lysimachia nummularia* L., *Minuartia austriaca* (JACQU.) HAYEK, und einer *Fuchsia*-Hybride wurden in Phosphat-gepuffertem 6%-Glutaraldehyd fixiert, mit 2%-OsO_4 nachfixiert und über Alkohol entwässert. Für TEM-Untersuchungen wurde die Epoxid-Mischung nach SPURR (1969) verwendet; die Ultradünnschnitte wurden mit alkoholischem Uranyl-Acetat nachkontrastiert und in einem ZEISS EM 9 S-2 untersucht.

Für die SEM-Untersuchungen wurde das Material in der Regel n i c h t acetolysiert (Ausnahmen sind vermerkt), an Luft oder bei Bedarf kritisch-Punkt getrocknet, besputtert und in einem ISI-60 untersucht. Die Publikation wurde durch die Projekte 2441 bzw. 3681 des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung bzw. durch das Kulturamt der Stadt Wien gefördert.

3. BEOBACHTUNGEN UND DISKUSSION

Nicht nur behaarte, sondern überraschenderweise auch glatte Körperteile blütenbesuchender Insekten sind mit Pollenkörnern insektenblütiger Angiospermen gleichsam übersät (Abb. 1); windblütige, von Insekten nicht bestäubte Blütenpflanzen produzieren dagegen nur trockenen Pollen, der am Körper der blütenbesuchenden Insekten (dabei handelt es sich nur um zufällige Besuche) kaum haftet. Bemerkenswerterweise verfügen die entomophilen, also regelmäßig von Insekten besuchten Angiospermen über mehrere, von-

einander unabhängige Möglichkeiten, ihren a priori nicht klebrigen Pollen den Blütenbesuchern anzuheften: Einerseits ist dies der offenkundig ubiquitär (HESSE 1980b) auftretende Pollenkitt, und andererseits die auf nur wenige, noch dazu nicht näher miteinander verwandte Angiospermenfamilien beschränkten Viscinfäden.

Abgesehen von einer (nur vordergründigen) Funktionsähnlichkeit unterscheiden sich die beiden genannten Systeme der "Pollenverkittung" in ihrer Entstehungsweise, aber auch in allen chemischen und physikalischen Eigenschaften, so daß sie als analoge Bildungen einer Konvergenzentwicklung anzusehen sind (HESSE 1981).

Der Pollenkitt entsteht während der Pollenentwicklung in den Plastiden der Tapetumzellen und ergießt sich nach der Degeneration des Antherentapetums in Klumpenform in den Pollensack. Die Pollenkörner der meisten insektenblütigen Pflanzen sind an ihrer Oberfläche teilweise oder sogar gänzlich mit der hochviskosen, lipiden Pollenkittmasse bedeckt (Abb. 2, 5) und kleben daher sehr gut. Manche Insektenblütler "verbergen" den Klebstoff zum Teil in den Höhlungen der Exine, während die Windblütler ihn entweder zur Gänze in diesen Hohlräumen deponieren oder ihn nicht auf die Pollenoberfläche gelangen lassen (Abb. 4).

Untersucht man Insektenextremitäten auf etwaigen Besatz mit Pollenkörnern, so überrascht nicht nur das teilweise sehr weite Spektrum an unterschiedlichen Pollenkörnern, die sich gleichzeitig auf dem Körper selbst blumensteter Insekten finden, sondern vor allem das augenscheinlich feste Haften des Pollens am nicht klebrigen Chitinpanzer (Abb. 1); zwischen den Borsten bzw. den Haaren verfängt sich der Pollen verständlicherweise leicht (Abb. 1, 10, 11, 12). Der Pollen haftet ganz offensichtlich so fest, daß er selbst bei beträchtlichen Erschütterungen oder Manipulationen nicht leicht abfällt.

Seit Jahrzehnten ist die Wirkungsweise des "Pollenkitts" (KNOLL 1930) als pollenverklebendes Agens bekannt und mit Zeichnungen belegt; doch erst mit der im Vergleich zum Lichtmikroskop wesentlich besseren Auflösung des Raster-Elektronenmikroskops ist der Mechanismus dieses Haftens zu erkennen. Je nach Viskosität und Konsistenz des Pollenkitts bildet sich ein Meniskus zwischen der Pollenoberfläche und der Borste, dem Haar oder auch dem benachbarten Pollenkorn, oder aber ein "schollig", d.h. nicht eigentlich "flüssiger" Pollenkitt bildet eine Brücke.

Die Viscinfäden sind auf die Angiospermenfamilien der *Onagraceae, Ericaceae* und *Caesalpiniaceae* beschränkt (der unter Umständen gleichfalls ±fädig gestaltete Pollenkitt darf nicht mit ihnen verwechselt werden, vgl. Abb. 6). Sie stellen zarte, fädige, vielfach skulpturierte (Abb. 15) Fortsätze der Exine dar: Sie sind mit ihr nicht nur verwachsen, sondern auch von gleicher chemischer Beschaffenheit (sie enthalten im Acetolysevorgang unlösliche Sporopollenine, sind von gleicher Elektronendichte wie die Exine und sind kaum klebrig). In manchen Fällen scheinen sich die Viscinfäden nicht als "feste", sondern als "flüssige", hochviskose Substanzen zu verhalten (Abb. 7, 8), was mit den bekannten Eigenschaften der Exine und des Sporopollenins nicht in Einklang zu bringen wäre: In derartigen Fällen sind die Viscinfäden jedoch höchstwahrscheinlich von Narbenschleim oder einem vom Insekt selbst ausgeschiedenen Sekret umhüllt, wodurch ein "fadenziehendes" Verhalten der Viscinfäden vorgetäuscht wird.

Der Pollen wird an den blütenbesuchenden Insekten durch Umwinden der sehr biegsamen Viscinfäden um die Borsten, Haare oder kleine Schuppen glatter Chitinflächen befestigt (Abb. 7, 8, 9) und haftet in prinzipiell derselben Weise auch an der Narbe (Abb. 14). Gelegentlich treten Pollenkitt und Viscinfäden simultan auf und multiplizieren gleichsam ihre spezifische Wirkung, indem der Pollenkitt kürzere oder längere Abschnitte der Viscinfäden umhüllt und so zur Friktion die Klebrigkeit hinzu tritt (Abb. 3).

Das Sporoderm ist im fertigen Zustand gänzlich "trocken", d.h. keinesfalls klebrig (der Pollenkitt wird ja erst nach Fertigstellung der Exine ihr ein- bzw. aufgelagert und ist ihr außerdem wesensfremd). Abgesehen von elektrostatischen Kräften beruht die Pollen-

haftung primär (d.h. unmittelbar nach Öffnung des Pollensacks und eventuell kurz nachher erfolgendem Blütenbesuch) nur auf einer Adhäsionssteigerung durch die genannten beiden Faktoren Pollenkitt und Viscinfäden. Die Klebkraft des Pollenkitts erlischt jedoch nach vergleichsweise kurzer Zeit, da an der Luft der Kitt $\pm$ rasch "eintrocknet", seine Konsistenz verändert, und die Klebrigkeit daher daher stark abnimmt.

Für das Haften des Pollens am blütenbesuchenden Insekt sind neben den genannten beiden "Pollenklebstoffen" auch andere, teils vom Insekt selbst verursachte Faktoren maßgebend. Unabhängig davon, ob die Pollenanheftung durch Pollenkitt oder mittels Viscinfäden erfolgt, weiters ob sie überhaupt zu einer ausreichenden Adhäsion an einem glatten Chitinpanzer ausreicht, wird durch die im folgenden genannten Faktoren die Effektivität der Pollenaufnahme, und damit auch die Wahrscheinlichkeit der Pollenübertragung nicht nur bei zufälligen, sondern vor allem bei hochspezialisierten Blütenbesuchern entscheidend erhöht: Die Wirkung von Pollenkitt und/oder der Viscinfäden wird wesentlich unterstützt durch die Behaarung (lange oder kurze, einfache oder geteilte Borsten etc.) speziell an den Extremitäten, aber auch am Kopf, Thorax und Abdomen, jedoch vor allem durch spezielle, oft gattungs-, ja artspezifische Pollensammelapparate, wie sie etwa bei den Apiden vorhanden sind (THORP 1979, dort auch weitere Literaturhinweise) (Abb. 1, 9, 11, 12). Der Pollen wird von den Weibchen dieser oft höchstspezialisierten blütenbesuchenden Apiden in den Scopae (Haarbürsten) oder in den Corbiculae (behaarte Platten) transportiert. Gegebenenfalls ergänzt schließlich bei der Honigbiene, aber auch bei anderen Vertretern der Apiden die Pollenbefeuchtung durch Nektar alle bereits genannten Einrichtungen zur Pollenbefestigung (Abb. 11, 12).

THORP (1979) referiert u.a. über die für Pollenaufnahme und Pollentransport spezifisch gebauten Scopae und Corbiculae der Apiden. Ein Detail ist für Angiospermenfamilien mit Viscinfäden von besonderem Interesse: Die Scopalhaare oligolectischer Bienen, die Onagraceen besuchen, sind lang und einfach im Vergleich zu denen ihrer Verwandten; dies hängt offensichtlich zusammen mit der Pollengröße (meist handelt es sich ja um Tetraden) und dem Besitz von Viscinfäden. Der voluminöse Tetradenpollen kann nämlich von den eng beieinanderstehenden, verzweigten und kurzen Haaren von *Apis mellifica* nicht oder nur unter Schwierigkeiten aufgenommen werden. Die Pollenbefeuchtung durch Nektar wiederum ermöglicht den Transport unterschiedlich großer und verschieden skulpturierter Pollenkörner durch ein und denselben Transportmechanismus (vgl. LINSLEY et al. 1973).

Bei der Befestigung des Pollens an der Narbe (unabhängig davon, ob es sich um den "trockenen" oder "feuchten" Narbentyp handelt) tritt zum Pollenkitt bzw. zu den Viscinfäden stets der Narbenschleim und gegebenenfalls auch Nektar hinzu (Abb. 13, 16, 17). Insbesondere die Viscinfäden bewirken eine nur ungenügende Haftung des Pollens an der $\pm$ glatten Narbenoberfläche; seine Befestigung ist erst mit Hilfe des Narbenschleims gewährleistet. Aber auch der Pollenkitt büßt während des Pollentransports offenkundig seine Klebrigkeit teilweise ein, und auch hier ist ein zusätzliches Klebemittel offensichtlich von großem Nutzen.

4. ZUSAMMENFASSUNG

Sowohl bei den blütenbesuchenden Insekten als auch bei den Blütenpflanzen (insbesondere bei den Angiospermen) erleichtern verschiedene Einrichtungen die Aufnahme des a priori nicht klebrigen, selbst nur sehr schlecht haftenden Blütenstaubs (Pollen) von der Anthere und dessen Transport zur Narbe. Von Seiten des Insekts sind dafür vor allem eine entsprechende Behaarung, in der sich Pollen verfängt, weiters spezielle Pollensammeleinrichtungen (Bürsten, Kämme und dergleichen), aber auch — so etwa bei der Honigbiene — Nektar als Mittel zur Pollenbefeuchtung von Bedeutung. Andererseits beeinflussen die Angiospermen die Pollenadhäsion am Insektenkörper generell durch den dickflüssigen, klebrigen, an der Pollenoberfläche befindlichen Pollenkitt, in Einzelfällen auch durch die zarten, kaum klebrigen, als Fortsätze der Exine anzusehenden Viscinfäden.

5. SUMMARY

The principle of attachment of pollen grains to flower-visiting insects is quite different in entomophilous angiosperms depending whether pollenkitt or viscin threads are the pollen adhesives. After leaving the pollen sac the mature pollen grains of most entomophilous angiosperms are coated with a thin, sticky film of pollenkitt; so they are able to adhere as small clumps on hairs or bristles of flower-visiting insects or even on their smooth chitinous parts. The viscin threads fasten the pollen grains like ropes, and the grains become entangled with their neighbouring grains, with insect hairs or even with the small scales of the smooth surface parts of the insects; thus these grains adhere only by friction.

6. LITERATURVERZEICHNIS

HESSE, M. (1980a): Zur Frage der Anheftung des Pollens an blütenbesuchende Insekten mittels Pollenkitt und Viscinfäden. — Pl. Syst. Evol. **133,** 135—148.

HESSE, M. (1980b): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der *Alismataceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae* und *Araceae.* — Pl. Syst. Evol. **134,** 229—267.

HESSE, M. (1981): Viscinfäden bei Angiospermen — homologe oder analoge Gebilde? — Mikroskopie **38,** 85—89.

KNOLL, F. (1930): Über Pollenkitt und Bestäubungsart. — Z. Botanik **23,** 610—675.

LINSLEY, E.G., MACSWAIN, J.W., RAVEN, P.H., THORP, R. W. (1973): Comparative behavior of bees and *Onagraceae* V. — Univ. Calif. Publ. Entomol. **71,** 1—68.

SPURR, A.R. (1969): A low-viscosity epoxy resin medium for electron microscopy. — J. Ultrastr. Res. **26,** 31—43.

STELLEMAN, P. (1978): Applications of scanning electron microscopy in anthecology. — Acta Bot. Neerl. **27,** 333—340.

THORP, R.W. (1979): Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees *(Apoidea)* for collecting pollen. — Ann. Missouri Bot. Gard. **66,** 788—812.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz. Dr. Michael Hesse, Institut für Botanik der Universität Wien,
Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich

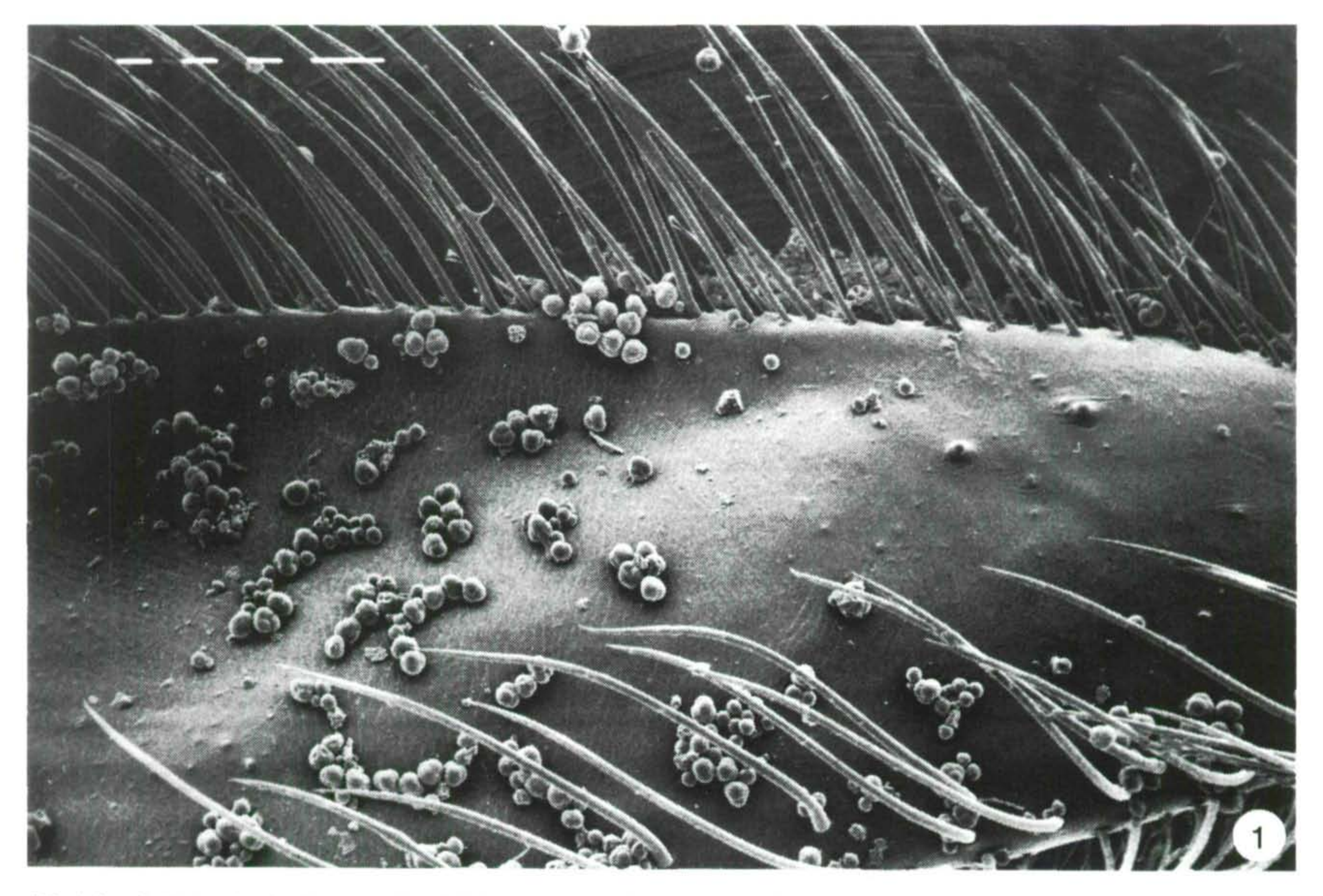


Abb. 1: Ausschnitt aus einer Insektenextremität mit Pollentetraden von *Rhododendron schlippenbachii* nebst anderen Angiospermen-Pollenkörnern. Der Pollen hat sich in den Borsten verfangen oder haftet an dem nur geringfügig skulpturierten Chitinpanzer (130x).

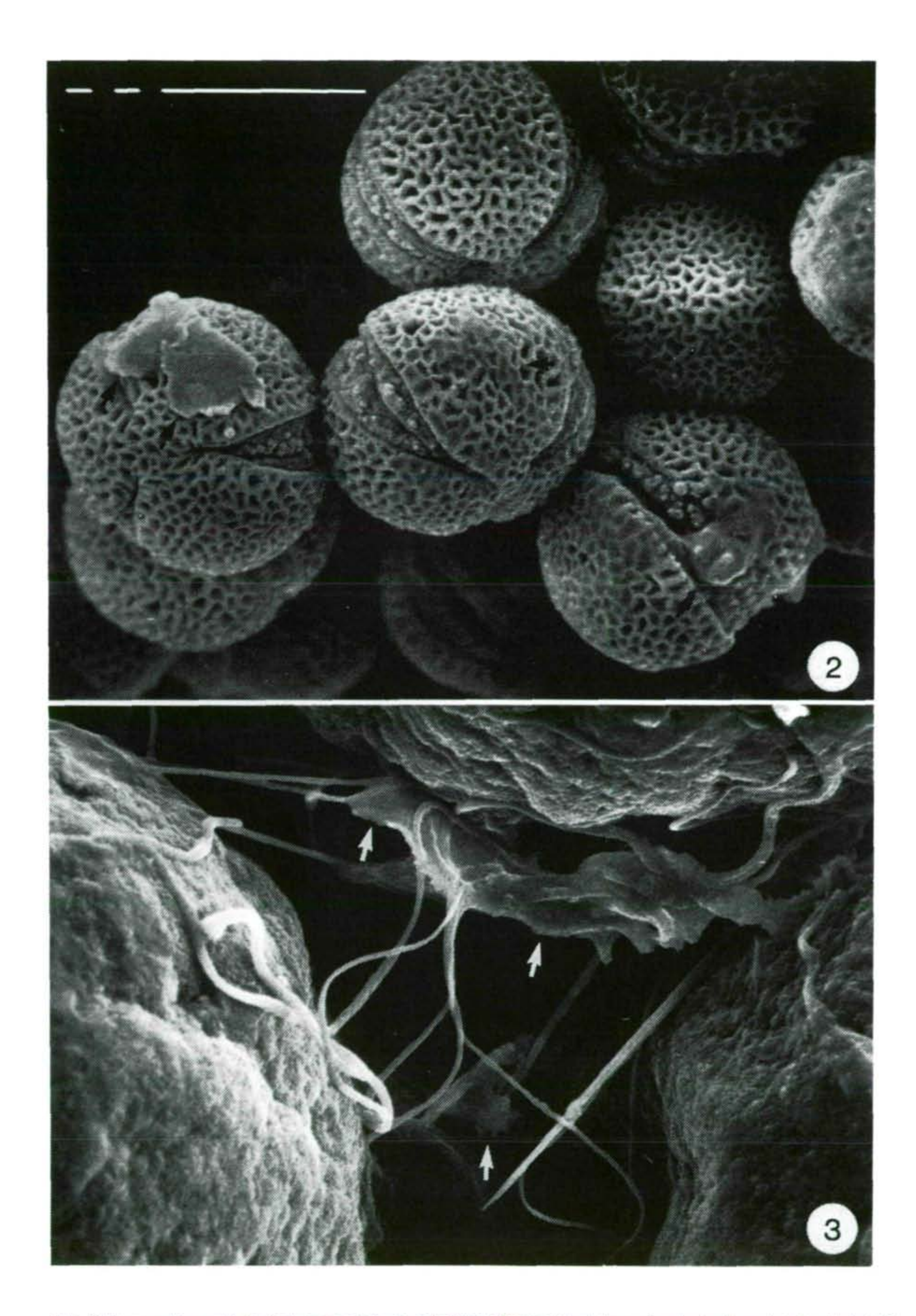


Abb. 2: *Hamamelis mollis*-Pollenkörner sind von scholligem Pollenkitt stellenweise bedeckt, wobei der Klebstoff zum Teil auch die Lumina (Pfeile) ausfüllt (3800x).

Abb. 3: Die Viscinfäden von *Epilobium angustifolium* sind stellenweise (Pfeile) durch Pollenkitt verklebt (3500x).

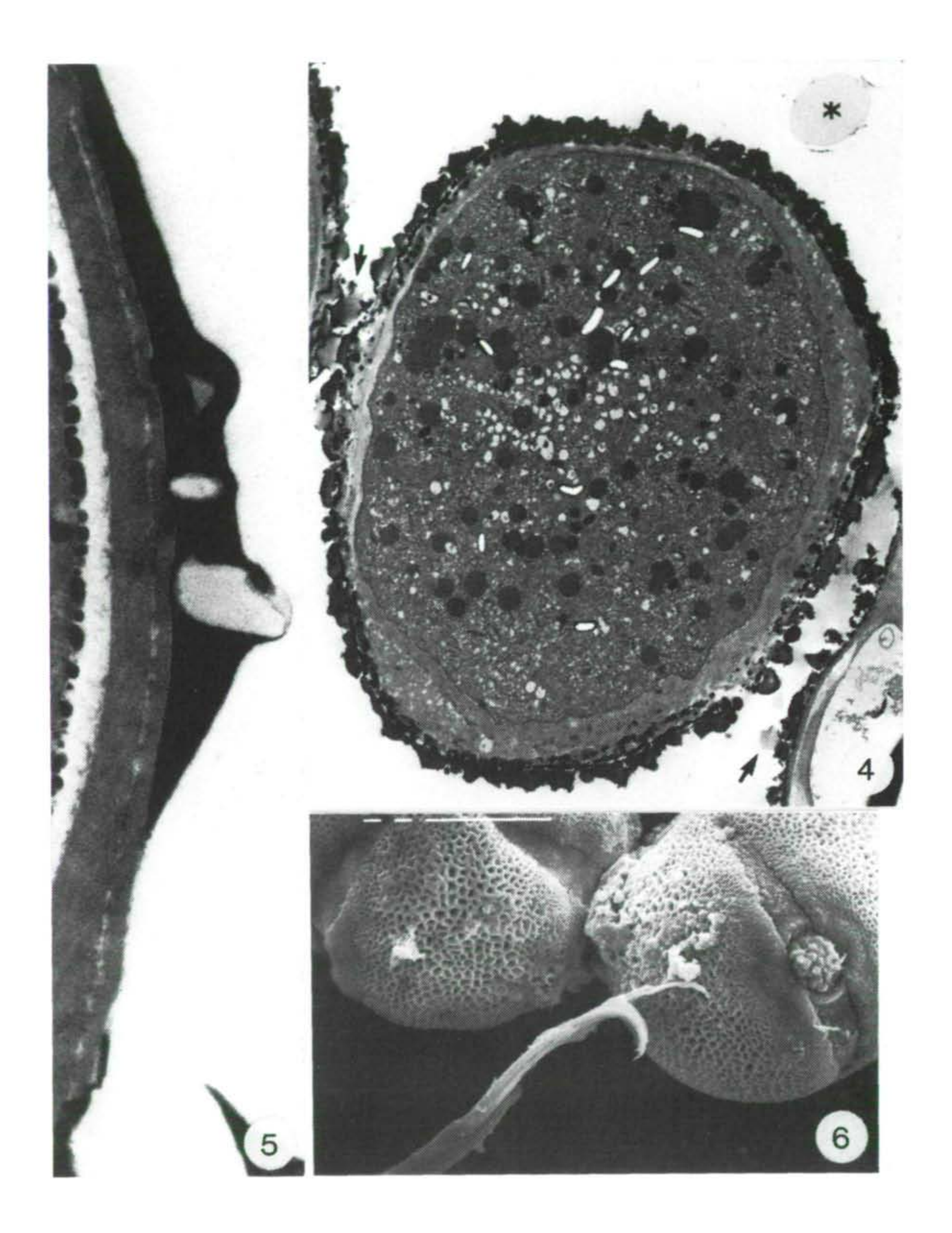


Abb. 4: Der Pollenkitt füllt bei *Carex baldensis* als schwarze, homogene Schichte die Hohlraumsysteme der Exine weitgehend oder gänzlich aus, verbindet in Gestalt viskoser Klumpen (Pfeile) die Pseudomonaden oder verbleibt als elektronentransparente Tropfen (Stern) frei im Loculus (5500x).

Abb. 5: Bei vielen entomophilen Sippen, wie etwa bei *Ribes sanguineum*, bedeckt der Pollenkitt als weitgehend homogene, gleichförmige Kruste die Pollenoberfläche (24000x).

Abb. 6: Die ursprünglich schollig-klumpigen Pollenkitt-Massen von *Bryonia dioica* verändern sich nach bloßer Alkohol-Fixierung zu unregelmäßigen "Schnüren", die zwar an "Viscinfäden" erinnern, aber nicht mit der Pollenoberfläche verwachsen und auch chemisch davon verschieden sind (2300x).

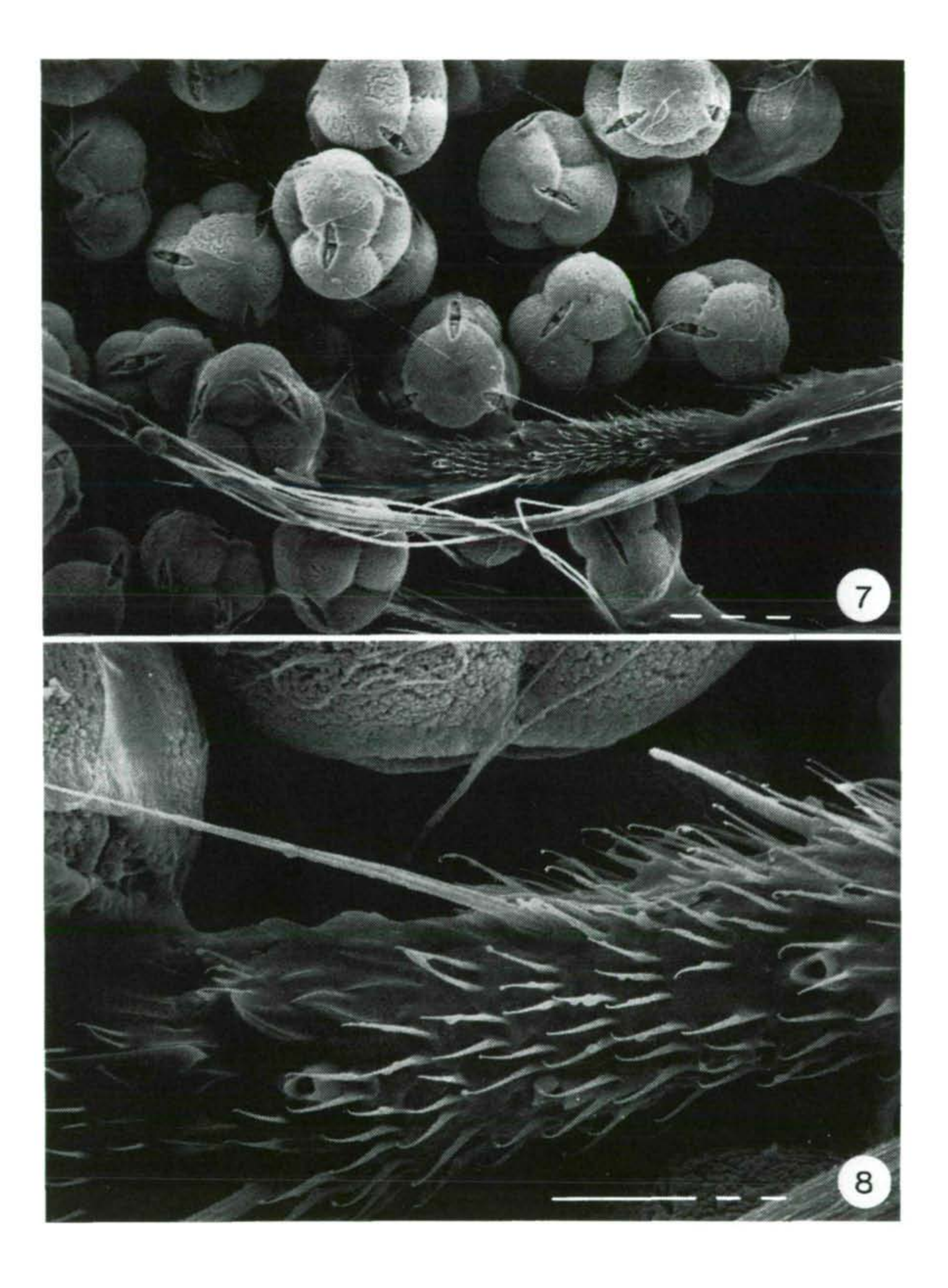


Abb. 7: Die Pollentetraden von *Rhododendron schlippenbachii* sind mittels ihrer Viscinfäden und mittels Narbenschleim (?) an einer Diptere festgeheftet (600x).

Abb. 8: Detail aus Abb. 7: "Zähflüssige" Viscinfäden heften Pollentetraden von *Rhododendron schlippenbachii* an einen Tarsus eines blütenbesuchenden Insekts (2600x).

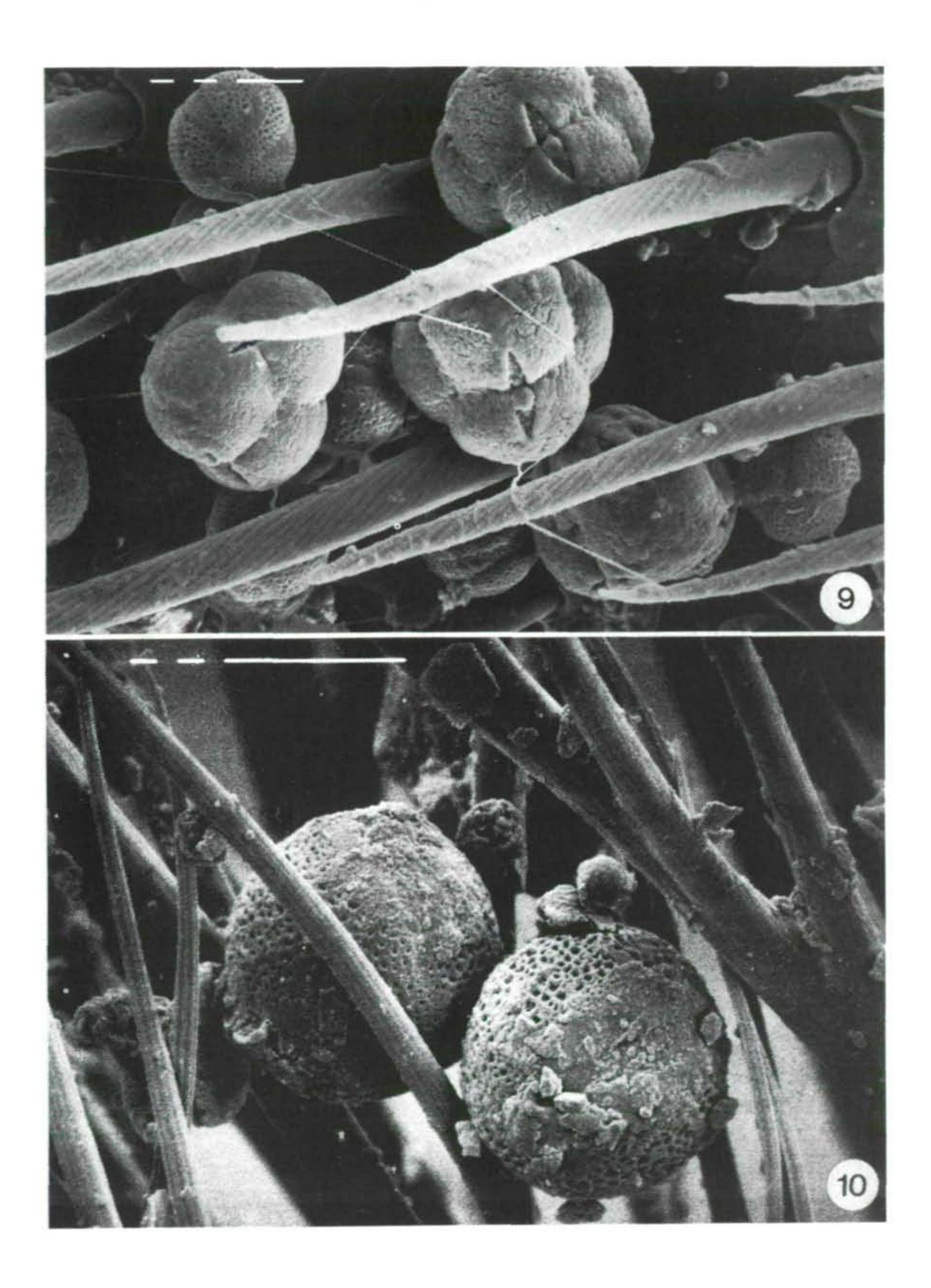


Abb. 9: Pollentetraden von *Rhododendron schlippenbachii* werden durch Viscinfäden, die sich wie Seile um die Insektenhaare herumschlingen, festgehalten (1300x).

Abb. 10: Pollenkörner von *Lysimachia nummularia* sind an Borsten des Hinterbeins von *Macropis lysimachiae* festgeheftet (3200x).

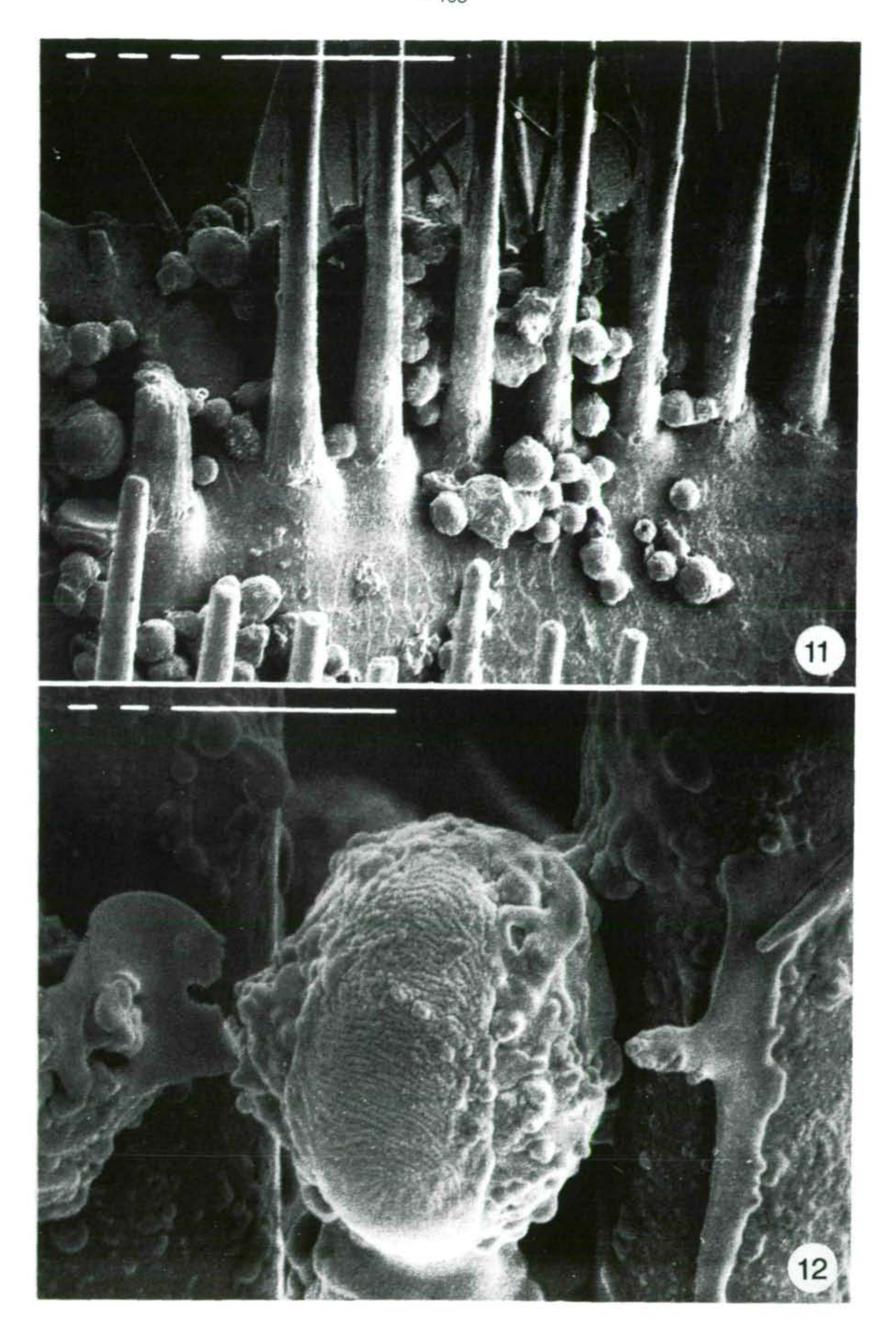


Abb. 11: In der Pollenbürste einer Honigbiene haben sich mit Pollenkitt, aber auch mit Nektar gänzlich bedeckte Pollenkörner von *Minuartia austriaca* verfangen (430x).

Abb. 12: Ein Pollenkorn von *Minuartia austriaca* ist mittels Nektar zwischen den Borsten einer Pollenbürste angeheftet (4200x).

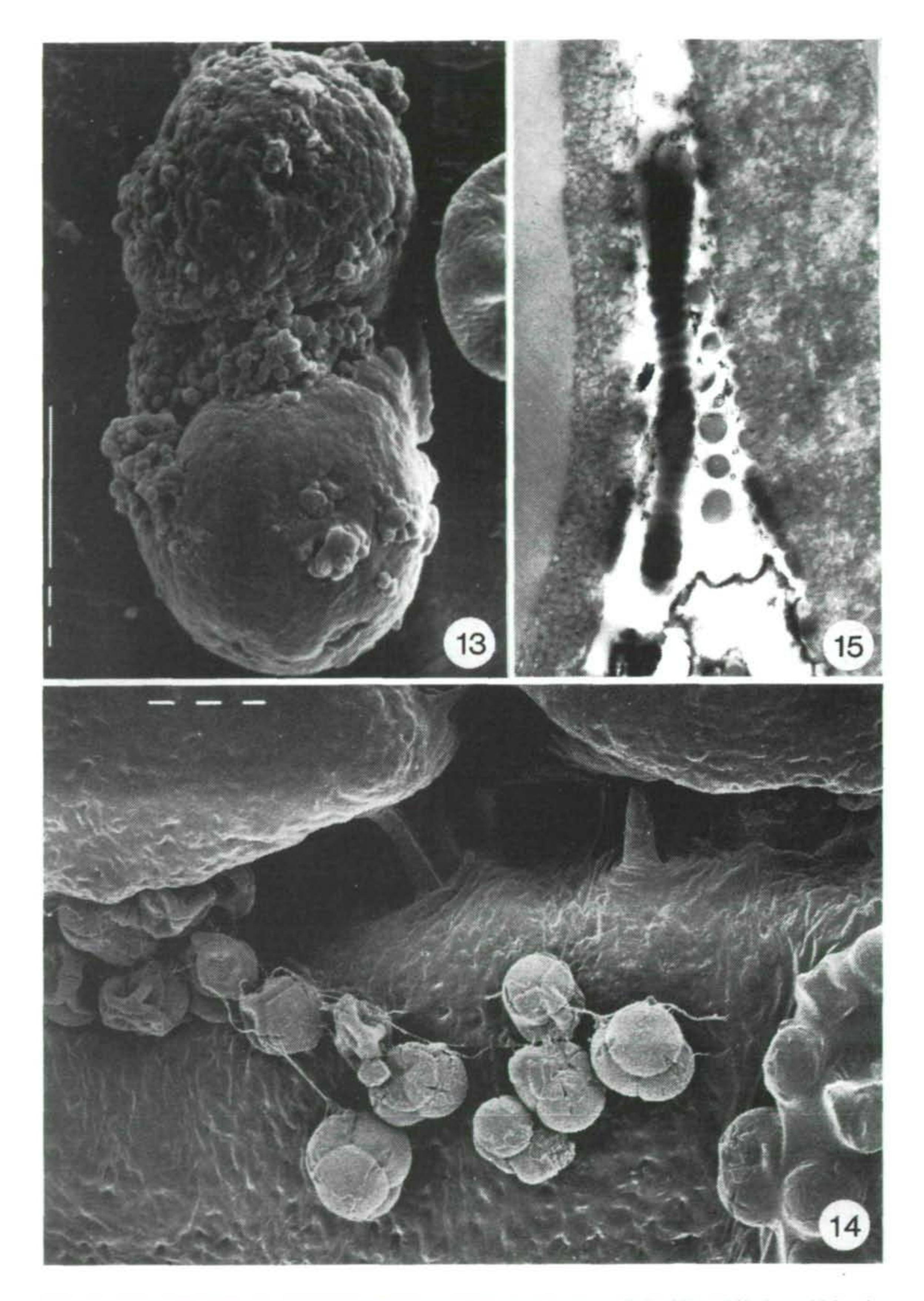


Abb. 13: Zwei Pollenkörner von *Ribes rubrum* sind mit einem Gemenge aus Pollenkitt und Narbenschleim eingehüllt und haften so an der Narbe (2900x).

Abb. 14: Die Pollentetraden von *Rhododendron schlippenbacchii* haften mittels ihrer Viscinfäden an der Narbenoberfläche (400x).

Abb. 15: Die Viscinfäden der *Onagraceae* (hier eine *Fuchsia*-Hybride) sind im Unterschied zu den Viscinfäden der *Ericaceae* nicht glatt, sondern skulpturiert und bestehen offensichtlich aus Einzelelementen (21000x).

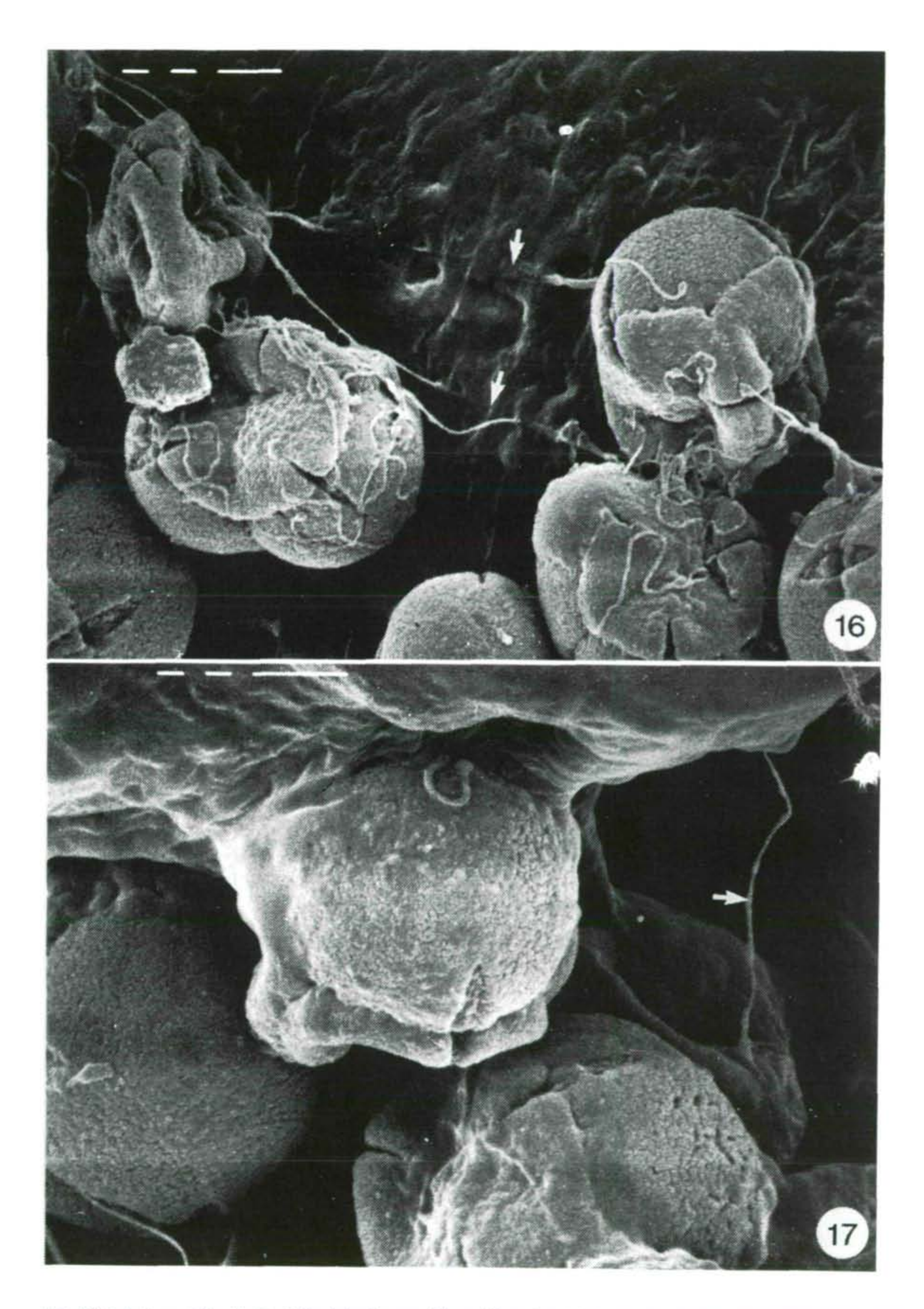


Abb. 16: Detail aus Abb. 14: Die Pollentetraden von *Rh. schlippenbachii* sind an der Narbe mittels Narbenschleim befestigt, wobei der Schleim die Viscinfäden teilweise oder gänzlich (Pfeile) bedeckt (1100x).

Abb. 17: Narbenschleim bedeckt Abschnitte der Pollenoberfläche (Tetraden von *Rh. schlippenbachii*) und der Viscinfäden (Pfeile) (1900x).